

## INFLUENCE DE L'ASSOCIATION NÉMATODES-BACTÉRIES SUR LA FORMATION DES PIÈGES CHEZ L'HYPHOMYCÈTE PRÉDATEUR *ARTHROBOTRYX OULIFORMIS*

par Jean-Claude CAYROL, Simone COMBETTES et Chantal QUILES\*

RÉSUMÉ. - Plusieurs chercheurs ont indiqué que chez les Hyphomycètes prédateurs l'apparition des pièges est favorisée par la présence des nématodes.

L'étude effectuée montre que cette induction résulte d'une relation complexe entre les champignons et les bactéries associées aux vers. Celles-ci, stimulées par les métabolites de l'hôte, déclenchent la formation des organes capteurs.

Les travaux devront être poursuivis pour préciser les réactions biochimiques entrant en jeu dans ces relations, mais on peut déjà espérer accroître l'activité des Hyphomycètes prédateurs en apportant dans le sol des nématodes bactériophages convenablement choisis.

SUMMARY. - As many authors have indicated in nematode-trapping fungi, the trap formation is stimulated by the presence of nematodes.

The present study shows that trap-induction may result from a complex relationship between the fungi and the nematode associated bacteria. When stimulated by the nematodes, these associated bacteria induce trap formation.

Complementary studies are necessary to understand the implicated biochemical reactions. Now we can hope to increase the nematophagous action of predatory Hyphomycetes by introducing appropriate bacteriophagous nematodes into the soil.

MOTS CLÉS : Nématodes, bactéries, interaction, Hyphomycètes, prédateurs, lutte biologique.

### INTRODUCTION

Dès le début du siècle de nombreux travaux ont été consacrés à l'étude de la formation des organes de capture chez les champignons prédateurs de nématodes (COUCH, 1937; COMMANDON et de FONBRUNE, 1938; ROUBAUD et DESCHIENS, 1939). En 1959, PRAMER et STOLL démontrèrent qu'une

\* I.N.R.A. - Centre de Recherches d'Antibes, Station de Recherches sur les Nématodes - B.P. 78 - 06602 Antibes (France).

substance, libérée par les nématodes, était responsable de l'induction des pièges. Plus tard, FEDER et al. (1963) indiquèrent qu'un seul nématode, se déplaçant dans une culture d'Hyphomycètes prédateurs, était capable de provoquer la formation d'organes capteurs sur l'ensemble du mycélium. Ils en déduisirent que la substance inductrice devait être un produit du métabolisme du nématode, capable d'agir à des doses infinitésimales.

Des recherches, dues à NORDBRING-HERTZ (1973-1977), ont montré que l'on pouvait parfois stimuler chimiquement la formation des pièges, à l'aide de petits peptides, mais que l'introduction de nématodes vivants dans les cultures déclenchait une induction plus nette et plus rapide.

Pour l'ensemble de ces travaux, les chercheurs ont toujours recouru à des nématodes bactériophages (appartenant à l'ordre des *Rhabditida*), qu'il est facile d'élever massivement au laboratoire sur différents milieux plus ou moins sophistiqués. On sait que ces nématodes contiennent, dans leur tube digestif, une flore bactérienne associée spécifique (CAYROL et DREYFUS, 1975), sans laquelle ils sont incapables de vivre.

Comme les bactéries jouent souvent un rôle important dans la biologie des champignons (BENEDEK, 1943; EGER, 1961; URAYAMA, 1961; MARX et HAASIS, 1965; MANNING et CROSSAN, 1966; HAYES et al., 1969), il nous a paru très intéressant d'étudier si l'induction des organes de capture des Hyphomycètes prédateurs, par les nématodes libres faisait intervenir le cortège bactérien qui leur est inféodé.

Pour cela, nous avons comparé la réaction d'un champignon nématophage en présence de nématodes phytoparasites non associés à des bactéries et en présence de nématodes libres porteurs de bactéries. Une étude précise de l'induction des pièges a été réalisée en vue de mieux comprendre le phénomène.

## I. — MATÉRIEL ET MÉTHODES

### 1 - Nématodes utilisés

Deux types de nématodes ont été utilisés au cours des essais :

- deux espèces phytophages,
- trois espèces bactériophages.

#### a) *Nématodes phytophages*

Les nématodes phytophages possèdent un stylet buccal qui leur permet de perforer les cellules végétales pour s'en nourrir. Leur tube digestif ne renferme normalement aucune bactérie. Les deux espèces retenues pour nos tests sont *Ditylenchus dipsaci* et *Meloidogyne arenaria*.

Les *D. dipsaci* sont extraits de bulbes d'ail parasités que nous conservons en chambre froide à 5°C. Le taux d'infestation de ces bulbes est très élevé (2 000 nématodes par gramme de tissus) et il est facile d'en extraire des quantités importantes d'animaux à tout moment.

Les larves infestantes (stade L<sub>2</sub>) de *M. arenaria* s'obtiennent en grande quantité à partir de masses d'œufs prises sur des pieds de tomates contaminés que nous conservons en pots au laboratoire. Ces masses d'œufs sont prélevées sur les racines malades et disposées sur des petits tamis dont le fond est immergé dans l'eau. A 25°C, l'éclosion se produit au bout de 24 heures, donnant naissance à un grand nombre de petites larves facilement récupérables.

### b) Nématodes bactériophages

Ces nématodes peuplent habituellement les milieux riches en matière organique. Leur bouche est un tube largement ouvert par lequel ils absorbent les jus bactériens. Leur tube digestif est toujours colonisé par une flore microbienne spécifique indispensable à leur développement.

Les trois espèces utilisées dans nos essais sont : *Cruzema lambdiensis*, *Cephalobus parvus* et *Diplogaster* sp.

Elles sont élevées massivement au laboratoire en boîtes de Petri sur milieu gélosé de Nigon (1949) et on peut ainsi disposer à tout moment de la quantité d'animaux désirée.

## 2 - Champignon prédateur utilisé

JANSSON et NORDBRING-HERTZ (1979) ont réparti les champignons nématophages en trois groupes écologiques présentant des aptitudes diverses à élaborer leurs organes de capture.

Notre objectif étant d'étudier le mécanisme de l'induction de ces organes, nous avons choisi un champignon appartenant au groupe 1 ne formant pratiquement aucun piège en culture axénique, il s'agit d'*Arthrobotrys oviformis* (SOPRUNOV, 1955) SOPRUNOV 1958. L'apparition des boucles captrices peut être provoquée au laboratoire, soit en employant des substances chimiques, soit en introduisant des nématodes bactériophages dans les cultures.

## 3 - Bactéries utilisées

Au cours de nos essais, nous avons été amenés à utiliser d'une part une bactérie connue : *Rhizobium japonicum* (bactérie des nodosités du soja) qui peut être transportée dans le tube digestif de certains nématodes libres (JATALA et al., 1974) et d'autre part les cortèges bactériens associés aux nématodes bactériophages utilisés.

Pour obtenir ces cortèges bactériens, nous procédons de la manière suivante : on prend une boîte d'élevage âgée d'environ un mois renfermant une population importante de nématodes. On verse dans cette boîte 5 ml d'eau stérile que l'on agite doucement afin de mettre en suspension les nématodes et les bactéries.

La suspension ainsi obtenue est filtrée deux fois sur papier filtre de manière à retenir les nématodes pour ne garder que la solution bactérienne.

On prélève deux gouttes de cette solution que l'on étale sur une boîte de Pétri renfermant un milieu gélosé nutritif. La colonie qui se développe rapide-

ment sur le milieu renferme le cortège bactérien associé aux nématodes considérés.

#### 4 - Technique d'étude de l'induction des pièges

Pour étudier l'induction des pièges, nous cultivons le champignon en boîtes de Petri de 100 mm de diamètre sur le milieu gélosé suivant : 8,5 g d'Agar-Agar, 8,5 g de Corn-Meal-Agar par litre d'eau.

L'ensemencement du milieu est réalisé à l'aide d'une pastille standard de 8 mm de diamètre découpée à l'emporte-pièce dans une culture mère et déposée au centre de la boîte.

Après 10 jours d'incubation à 20°C, les colonies mycéliennes sont bien développées et envahissent toute la surface du substrat.

On procède alors à l'introduction dans les boîtes des différents éléments dont on veut tester l'effet stimulant (nématodes, bactéries, etc.).

Cinq boîtes de culture sont préparées pour chaque cas de traitement.

#### 5 - Technique d'obtention de nématodes aseptiques

Pour obtenir des larves aseptiques de nématodes, nous procédons de la manière suivante :

Des femelles gravides sont isolées et placées dans des verres de montre contenant une petite quantité d'eau.

Nous enlevons ces femelles lorsqu'elles ont pondu de manière à ne conserver que les œufs déposés dans le fond des verres de montre. Par pipetages successifs et en conditions aseptiques, nous immergeons tour à tour les œufs pendant deux minutes environ dans des bains de sulfate de streptomycine et d'acide mercuriothiolique à 1 pour 1000. Après ces désinfections, les œufs sont mis à éclore dans de l'eau stérile. Les larves néonates ainsi obtenues sont parfaitement aseptiques.

## II. — EXPÉRIMENTATIONS

Nous indiquerons ici le déroulement chronologique des essais que nous avons effectués en vue de préciser le rôle de l'association nématodes-bactéries dans l'induction des pièges chez *A. oviformis*.

#### 1 - Comparaison de l'induction des pièges sous l'action de nématodes phytophages et bactériophages

Quatre lots de 5 boîtes de culture d'*A. oviformis* ont été préparés selon la méthode décrite et ont reçu les traitements suivants :

- Lot 1 : boîtes inoculées avec des *D. dipsaci*.
- Lot 2 : boîtes inoculées avec des larves de *M. arenaria*.
- Lot 3 : boîtes inoculées avec des *Diplogaster* sp.
- Lot 4 : Témoin ne recevant aucun nématode.

Toutes les inoculations sont faites en apportant dans les boîtes une goutte d'une suspension très concentrée de nématodes (environ 500 individus par goutte). Les cultures sont observées 48 heures plus tard. On constate qu'aucune stimulation de la formation des pièges ne se manifeste par rapport aux boîtes témoin lorsque l'inoculation est faite avec des espèces phytophages (*D. dipsaci* et larves de *Meloidogyne*). En revanche, dans les cultures ayant reçu les *Diplogaster* bactériophages, on observe au niveau de la goutte d'inoculation l'apparition de nombreuses ébauches de boucles caprices prenant naissance sur les hyphes mycéliennes.

Cette première expérience semble indiquer qu'il existe une relation entre la présence de bactéries associées aux nématodes et l'induction des pièges. La seconde expérimentation entreprise vise à le préciser.

## 2 - Étude comparée de l'induction des pièges avec et sans bactéries.

Nous avons utilisé pour cet essai le nématode bactériophage *Diplogaster* sp.

Vingt-cinq boîtes de culture d'*A. oviformis* ont été préparées et utilisées selon le dispositif présenté dans le tableau 1.

|  |                    |               |
|--|--------------------|---------------|
| Larves aseptiques<br>de <i>Diplogaster</i>     | Larves broyées     | 5 répétitions |
|  | Larves non broyées | 5 répétitions |
| Larves non aseptiques<br>de <i>Diplogaster</i> | Larves broyées     | 5 répétitions |
|  | Larves non broyées | 5 répétitions |
| Témoin   |                    | 5 répétitions |

Tableau 1. — Dispositif expérimental utilisé.

Table 1. — Experimental laying out.

Les larves aseptiques ou non ont été utilisées broyées et non broyées afin de déterminer si la substance inductrice est liée à l'animal vivant.

Chaque boîte a reçu 5 gouttes d'une suspension très concentrée de nématodes. Les boîtes témoin ont reçu 5 gouttes d'eau.

Les résultats obtenus par observation des boîtes 48 heures après l'introduction des nématodes figurent dans le tableau 2. Les chiffres indiquent le nombre moyen de pièges comptés au niveau des 5 gouttes déposées sur les cultures.

|   |                | Répétitions |     |      |      |      | Analyse statistique (test "t") |
|---|----------------|-------------|-----|------|------|------|--------------------------------|
|   |                | 1           | 2   | 3    | 4    | 5    |                                |
| Larves aseptiques de <i>Diplogaster</i>     | Broyées        | 1,4         | 1,4 | 1,2  | 1,2  | 1,0  | a                              |
|   | Non broyées    | 1,2         | 1,8 | 0,6  | 1,4  | 2,8  | a                              |
| Larves non aseptiques de <i>Diplogaster</i> | Broyées        | 1,3         | 0,7 | 1,5  | 1,2  | 1,0  | a                              |
|   | Non broyées    | 27,6        | 9,0 | 24,8 | 11,6 | 17,4 | b                              |
| Témoin (H <sub>2</sub> O)                   | Sans Nématodes | 0           | 0   | 0    | 0    | 0    |                                |

Tableau 2. — Nombre de pièges formés au niveau des gouttes d'inoculation. a : différence non significative. b : différence significative.

Table 2. — Number of induced trapping organs at the inoculation point. a : without significant difference. b : significant difference.

L'analyse statistique des données, effectuée par le test «t» de Student, montre qu'il n'existe qu'une seule différence hautement significative entre le cas des larves non aseptiques non broyées et tous les autres types de traitement qui ne sont d'ailleurs pas significativement différents.

Autrement dit, l'induction des pièges ne se produit valablement que si les larves de *Diplogaster* conservent leur cortège bactérien associé et restent vivantes.

Les conclusions préliminaires que l'on peut tirer de cette seconde expérimentation sont les suivantes :

- L'induction n'est pas produite par une sécrétion du nématode puisque les larves stériles vivantes n'ont que très peu d'effet stimulant.

- L'induction nécessite la présence des bactéries associées à l'animal vivant.

A ce niveau, le problème reste de savoir si ce sont les bactéries du cortège qui sont elles-mêmes responsables de la stimulation ou si leur association avec le nématode est nécessaire pour la provoquer.

Une troisième expérimentation a été entreprise pour répondre à cette question.

### 3 - Étude comparée de l'induction des pièges par le cortège bactérien des *Diplogaster* en présence ou non du nématode.

Quinze boîtes de culture d'*A. oviformis* ont été préparées et réparties en 3 lots selon le dispositif ci-dessous :

- Lot 1 : chaque boîte reçoit une goutte d'une suspension concentrée de *Diplogaster* non aseptiques.

- Lot 2 : chaque boîte reçoit une goutte d'une suspension concentrée du cortège bactérien de *Diplogaster*.

- Lot 3 : 5 boîtes témoin recevant chacune une goutte d'eau.

L'observation des cultures 2 jours plus tard nous a permis de constater que l'induction d'organes capteurs au niveau de la goutte inoculante n'a lieu que dans le lot 1 avec les *Diplogaster* non aseptiques. Le cortège bactérien seul (lot 2) ne produit aucune stimulation, ni le témoin.

Il résulte donc de cette expérience que le couple nématodes-bactéries semble indispensable pour déclencher la formation des pièges. Pour le vérifier, nous avons réalisé un nouvel essai utilisant quatre types de traitement (larves aseptiques de *Diplogaster* seules ou mises en présence de leur cortège bactérien; cortège bactérien seul; larves non aseptiques de *Diplogaster*).

Dans cet essai, la stimulation des pièges n'a eu lieu qu'avec les larves non aseptiques et avec les larves aseptiques inoculées en même temps que leur cortège bactérien.

Il apparaît donc de façon indubitable que c'est l'association nématodes-bactéries qui déclenche la formation des organes prédateurs chez *A. oviformis*.

La question qui se pose alors est de savoir si le mécanisme inducteur est dû à une action des sucs digestifs du nématode sur les exsudats du cortège bactérien ou si la production d'exsudats bactériens déclenchée par les sucs digestifs du nématode est à l'origine du phénomène.

Une nouvelle expérimentation a été développée pour tenter d'éclaircir ce point.

#### 4 - Étude du mécanisme de stimulation des pièges d'*A. oviformis* par l'association nématodes-bactéries.

Vingt boîtes de culture d'*A. oviformis* ont été préparées et réparties en 4 lots soumis respectivement aux traitements suivants :

- Lot 1 : chaque boîte a reçu une goutte d'une suspension concentrée de *Diplogaster* non aseptiques.

- Lot 2 : chaque boîte a reçu une goutte d'une suspension très concentrée du cortège bactérien de *Diplogaster*.

- Lot 3 : chaque boîte a reçu une goutte d'une suspension très concentrée de larves aseptiques de *Diplogaster* en même temps qu'un filtrat sur Millipore ( $0.2 \mu\text{m}$ ) de cortège bactérien.

- Lot 4 : chaque boîte a reçu une goutte d'un filtrat sur Millipore ( $0.2 \mu\text{m}$ ) d'une suspension concentrée de larves aseptiques de *Diplogaster* avec leur cortège bactérien.

Les observations effectuées après 48 heures montrent que l'induction des pièges n'a lieu que dans le lot 1 (larves non aseptiques).

Ces résultats indiquent clairement que la stimulation n'est pas déclenchée par une substance résultant de l'action des sucs digestifs des nématodes sur les exsudats bactériens, ni par une substance issue de l'action des sucs de *Diplo-*

*gaster* sur leurs bactéries associées. Il faut impérativement que les deux organismes vivants (nématodes et bactéries) cohabitent pour que le stimulus existe.

On peut donc penser que sous l'action des sucs du nématode, les bactéries associées secrètent une substance inductrice qui ne se conserve pas, mais qui est produite en continu lorsque les deux organismes sont associés.

On pouvait alors se demander si ce type de relation était spécifique entre une espèce de nématode et son cortège bactérien associé, ou bien si toute association entre différents nématodes et différentes bactéries déclenchait aussi le phénomène?

Une cinquième série d'expériences ■ permis de répondre à cette question.

##### 5 - Étude de l'induction des pièges chez *A. oviformis* en présence de différents couples nématodes-bactéries.

| Nématodes utilisés                               | Association bactérienne étudiée                  | Lots |
|--|--|------|
| Larves aseptiques de <u>Diplogaster</u>          | Cortège bactérien de <u>Diplogaster</u>          | 1    |
|  | Cortège bactérien de <u>Cruznama lambdiensis</u> | 2    |
|  | Cortège bactérien de <u>Cephalobus parvus</u>    | 3    |
|  | <u>Rhizobium japonicum</u>                       | 4    |
| Larves aseptiques de <u>Cruznama lambdiensis</u> | Cortège bactérien de <u>Cruznama lambdiensis</u> | 5    |
|  | Cortège bactérien de <u>Diplogaster</u>          | 6    |
|  | Cortège bactérien de <u>Cephalobus parvus</u>    | 7    |
|  | <u>Rhizobium japonicum</u>                       | 8    |
| Larves aseptiques de <u>Cephalobus parvus</u>    | Cortège bactérien de <u>Cephalobus parvus</u>    | 9    |
|  | Cortège bactérien de <u>Diplogaster</u>          | 10   |
|  | Cortège bactérien de <u>Cruznama lambdiensis</u> | 11   |
|  | <u>Rhizobium japonicum</u>                       | 12   |



On a préparé 60 boîtes de culture d'*A. oviformis* que l'on a soumises aux traitements indiqués dans le tableau 3.

Dans tous les cas, chaque boîte de culture a reçu une goutte d'une suspension très concentrée de l'association bactérienne étudiée. Les résultats obtenus au cours des observations effectuées, après 48 heures, figurent dans le tableau 4.

|                            | Associations bactériennes | Importance de l'induction des pièges |
|----------------------------|---------------------------|--------------------------------------|
| <u>Diplogaster</u> sp.     | Lot 1                     | ++++                                 |
|                            | Lot 2                     | -                                    |
|                            | Lot 3                     | ++                                   |
|                            | Lot 4                     | -                                    |
| <u>Cruzema lambdiensis</u> | Lot 5                     | ++++                                 |
|                            | Lot 6                     | ++++                                 |
|                            | Lot 7                     | ++                                   |
|                            | Lot 8                     | -                                    |
| <u>Cephalobus parvus</u>   | Lot 9                     | ++                                   |
|                            | Lot 10                    | -                                    |
|                            | Lot 11                    | -                                    |
|                            | Lot 12                    | -                                    |

Tableau 4. — Importance de l'induction des pièges en fonction de l'association bactérienne considérée. - : aucune induction; + : de 1 à 3 pièges induits par goutte déposée; ++ : de 4 à 6 pièges induits par goutte déposée; +++ : de 7 à 9 pièges induits par goutte déposée; ++++ : de 10 à 12 pièges induits par goutte déposée.

Table 4. — Importance of the trap induction in regard with the bacterial association studied. - : no induction; + : 1 to 3 trapping organs by inoculation drop; ++ : 4 to 6 trapping organs by inoculation drop; +++ : 7 to 9 trapping organs by inoculation drop; ++++ : 10 to 12 trapping organs by inoculation drop.

Un certain nombre de remarques peuvent être formulées d'après ces résultats :

Tout d'abord, pour chacune des trois espèces de nématodes, on constate que la stimulation est toujours maximale lorsque l'animal est associé à son propre cortège bactérien (lot 1, lot 5, lot 9).

Tableau 3. — Différents types d'associations bactériennes étudiées.

Table 3. — Different bacterial associations studied.

On constate ensuite que le pouvoir stimulateur des nématodes varie selon l'espèce. Ainsi, *C. parvus*, même avec ses propres bactéries (lot 9), induit moins de pièges que les deux autres espèces et ne déclenche aucun stimulus lorsqu'il est en présence des autres cortèges (lot 10, lot 11).

Il faut noter également qu'aucun des trois nématodes n'a un effet inducteur lorsqu'il est associé au *R. japonicum* (lot 4, lot 8, lot 12).

Enfin, il apparaît que *Diplogaster* sp. et *C. lambdiensis* sont capables de réagir avec des cortèges bactériens qui ne sont pas les leurs. Les larves aseptiques de *Diplogaster* sp. associées au cortège bactérien de *C. parvus* (lot 3) présentent un effet stimulant. De même, les larves aseptiques de *C. lambdiensis*, associées aux cortèges bactériens de *Diplogaster* sp. (lot 6) et de *C. parvus* (lot 7) provoquent une induction. Il faut noter à ce propos que les larves de *Diplogaster* ne réagissent pas avec le cortège bactérien de *C. lambdiensis* (lot 2), alors que les larves de *C. lambdiensis* réagissent très bien avec le cortège bactérien de *Diplogaster* sp. (lot. 6).

L'ensemble de ces remarques autorise à penser que certaines espèces de nématodes sécrètent des sucs complexes capables d'agir sur un grand nombre de bactéries, alors que d'autres ont des sucs dont le champ d'activité, plus réduit, ne réagit qu'avec une quantité limitée de bactéries.

## CONCLUSION

L'étude que nous avons développée concernant l'influence des relations nématodes-bactéries sur l'induction des pièges chez l'hyphomycète prédateur, *A. oviformis*, permet de tirer plusieurs conclusions.

- En premier lieu, il apparaît qu'aucune stimulation n'est déclenchée par les nématodes lorsque ceux-ci sont parfaitement aseptiques.

Le stimulus semble provenir d'exsudats sécrétés par des bactéries sous l'action des nématodes vivants.

- Il apparaît, en second lieu, que cette action excitatrice des nématodes vis-à-vis des bactéries varie selon les espèces. Certains nématodes peuvent engendrer des réactions stimulantes chez de nombreuses bactéries tandis que d'autres n'agissent que sur leur propre cortège bactérien.

Ces conclusions contribuent à montrer le rôle important que peuvent jouer les bactéries sur la biologie des champignons et ouvrent la voie à de nombreuses recherches tant sur le plan de la microbiologie que sur celui de la biochimie. Il serait intéressant de savoir quelles sont les bactéries qui sont spécifiquement excitées par les nématodes et qui sont responsables de l'induction des pièges observée. Il serait également important de connaître les mécanismes biochimiques qui interviennent dans ces relations complexes entre nématodes et bactéries.

Quoi qu'il en soit, ces résultats préliminaires permettent de mieux comprendre les raisons de l'activité accrue des hyphomycètes prédateurs dans les sols

renfermant une grande quantité de nématodes bactériophages où le nombre d'organes capteurs formés peut se trouver décuplé.

Sur le plan pratique, ces travaux pourraient déboucher sur une inoculation des sols avec des nématodes bactériophages appropriés capables de stimuler efficacement les hyphomycètes prédateurs et permettant ainsi un meilleur contrôle des espèces phytophages.

## BIBLIOGRAPHIE

- BENEDEK T., 1943 — Unilateral stimulation of *Microsporium audouini* by a new species of *Bacillus*. *Mycologia* 35 : 222-242.
- CAYROL J.C., DREYFUS B., 1975 — Études préliminaires sur les relations entre nématodes libres et bactéries dans le sol. *C. R. Séances Soc. Biol.* 169 : 166-172.
- COMMANDON J., FONBRUNE P. (de), 1938 — Recherches expérimentales sur les champignons prédateurs de nématodes du sol. *C. R. Soc. Biol. Paris* 129 : 619-625.
- COUCH N.N., 1937 — The formation and operation of the traps in the nematode-catching fungus *Dactylella bembicoides* Drechsler. *J. Elisha Mitchell Scient. Soc.* 53 : 301-309.
- EGER G., 1961 — Untersuchungen über die Funktion der Deckschicht bei der Fruchtkörperbildung des Kulturchampignons *Psalliota bispora* Lge. *Archiv. für Mikrobiologie* 39 : 313-334.
- FEDER W.A., EVERARD C.O.R., WOOTTON M.O., 1963 — Sensivity of several species of the nematophagous fungus *Dactylella* to a morphogenic substance derived from free-living nematodes. *Nematologica* 9 : 49-54.
- HAYES W.A., Phyllis E. RANDALL, LAST F.T., 1969 — The nature of the microbial stimulus affecting sporophore formation in *Agaricus bisporus* (Lange) Sing. *Ann. Appl. Biol.* 64 : 117-187.
- JANSSON H.B., NORDBRING-HERTZ B., 1979 — Attraction of nematodes to living mycelium of nematophagous fungi. *J. Gen. Microbiol.* 112 : 89-93.
- JATALA P., JENSEN H.J., RUSSELL S.A., 1974 — *Pristionchus lheritieri* as a carrier of *Rhizobium japonicum*. *J. Nematol.* 6 : 130-131.
- MANNING W.J., CROSSAN D.F., 1966 — Effects of a particular soil Bacterium on sporangial production in *Phytophthora cinnamomi* in liquid culture. *Phytopathology* 56 : 235-237.
- MARX D.H., HAASIS F.A., 1965 — Induction of aseptic sporangial formation in *Phytophthora cinnamomi* by metabolic diffusates of soil micro-organisms. *Nature, Lond.* 206 : 673-674.
- NIGON V., 1949 — Les modalités de la reproduction et le déterminisme du sexe chez quelques nématodes libres. Thèse Sci. Nat. Fac. Sci., Univ. Paris, 132 pp.
- NORDBRING-HERTZ B., 1973 — Peptide-induced morphogenesis in the nematode trapping fungus *Arthrobotrys oligospora*. *Physiol. Plant* 29 : 223-253.
- NORDBRING-HERTZ B., 1977 — Nematode-induced morphogenesis in the predacious fungus *Arthrobotrys oligospora*. *Nematologia* 23 : 443-451.
- PRAMER D., STOLL N.R., 1959 — Nemin : a morphogenic substance causing trap formation by predaceous fungi. *Science, N.Y.* 129 : 966-967.

- ROUBAUD E., DESCHIENS R., 1939 — Sur les agents de formation des dispositifs de capture chez les hyphomycètes prédateurs de nématodes. *C. R. hebd. Séanc. Acad. Sci. Paris* 209 : 77-79.
- SOPRUNOV F.F., 1958 — Predacious hyphomycetes and their application in the control of pathogenic nematodes. (Israël Program for Scientific Translation).
- URAYAMA T., 1961 — Stimulative effect of certain specific bacteria upon mycelial growth and fruit body formation of *Agaricus bisporus* (Lange) Sing. *Bot. Mag. Tokyo* 74 : 56-59.